

MEJORAMIENTO POR RENDIMIENTO EN SOYA: PRUEBA DE GENERACION TEMPRANA Y
ADAPTACION ESPECIFICA A AMBIENTES DE AUTO RENDIMIENTO VERSUS
AMBIENTES DE BAJO RENDIMIENTO

Richard L. Cooper*

Resumen Analítico

La selección de un procedimiento de mejoramiento apropiado puede tener una repercusión significativa en el éxito de un programa de mejoramiento. Antes de 1960, casi todos los mejoradores de soya usaron el procedimiento de pedigrí para desarrollar líneas puras de alto rendimiento. Sin embargo, una importante desventaja del procedimiento de pedigrí es que la selección por potencial de rendimiento en las generaciones tempranas tiene como base estimaciones visuales del rendimiento, lo que puede ser bastante incorrecto. A principios de la década de los 70, los mejoradores de soya empezaron a adoptar un procedimiento de pedigrí modificado que se ha conocido como el procedimiento de descendencia de semillas únicas (DSU, single seed descent). En este método, se deja avanzar una semilla única de cada planta F_2 y el procedimiento se repite cada generación subsiguiente hasta que se alcanza la homocigosidad en la generación F_5 ó F_9 , dando como resultado una línea pura única de cada planta $F^$. Este procedimiento tiene la ventaja, en comparación con el procedimiento de pedigrí, que se pueden maestrear más plantas F_2 por cada cruzamiento; se puede alcanzar la homocigosidad mucho más rápidamente (se pueden cultivar por lo menos 2 generaciones por año) y todas las prueba de rendimientos se efectúan con líneas puras, aumentando la eficiencia de la selección. Sin embargo, una

* USDA, ARS Research Agronomist and Adjunct Professor, Dept. of Agronomy, Ohio Agricultural Research and Development Center, The Ohio State University, Wooster, Ohio 44691, U.S.A.

desventaja importante del procedimiento DSU es la falta de oportunidad para seleccionar dentro de familias F_2 seleccionadas. Hay dos principales cuellos de botella en el mejoramiento de cultivos autógamos. El primero es la selección de los progenitores a usar en un cruzamiento. Si los genes necesarios para la obtención de un recombinante de alto rendimiento no están presentes en los progenitores, ningún procedimiento de mejoramiento será efectivo. El segundo es la planta individual F_2 . Como no hay ningún interapareamiento durante el progreso de las generaciones hasta la homocigosidad todos los genes necesarios para un recombinante de alto rendimiento deben estar presentes dentro de la única planta F^{\wedge} . Por lo tanto si se pueden identificar plantas F^{\wedge} que contienen un complemento superior de genes de rendimiento, la selección por recombinantes de alto rendimiento dentro de estas familias F_2 debe ser efectiva. Un procedimiento de prueba de generaciones tempranas (PGT) se ha desarrollado en soya para la identificación de los mejores cruzamientos en F_3 , las mejores líneas derivadas de F_2 en F^{\wedge} y las mejores líneas puras, de la mejor familia F_2 de los mejores cruzamientos, en la generación F_5 y generaciones posteriores.

A medida que los rendimientos de soya han aumentado, se ha tomado más difícil seleccionar un cultivar único que tenga el rendimiento más alto a través de el rango de rendimientos. Los cultivares ampliamente adaptados, "universales", tienden a ser demasiado pequeños en los ambientes de bajo rendimiento y a ser demasiado altos y a volcarse en los ambientes de alto rendimiento. En 1969, inicié un programa de mejoramiento para desarrollar cultivares semienanos con adaptación específica a ambientes de alto rendimiento. El enfoque tomado fue hacer cruzamientos entre dos diversos acervos de germoplasma diversos, cultivares indeterminados (Dt^{\wedge}) adaptados al norte de EE.UU. y cultivares determinados (dt^{\wedge}) adaptados al sur de EE.UU. y seleccionar de estos cruzamientos, los tipos determinados adaptados al medio oeste. Cuando el carácter determinado (dt^{\wedge}) se introduce en cultivares indeterminados por retrocruzamiento, para producir isolíneas dt_1 , se obtienen tipos de planta pequeños, semienanos pero los

rendimientos se reducen significativamente en comparación con el progenitor recurrente Dt^{\wedge} . Sin embargo, mediante selección simultánea por el tipo deseado semienano determinado y de alto rendimiento, usando el procedimiento de pruebas de generación temprana, las plantas semienanas determinadas F^{\wedge} , de cruzamientos norte por sur, que recibieron los genes del fondo genético necesario para producir un tipo de planta semienano determinado de alto rendimiento, podían ser identificadas. Usando este procedimiento, 8 cultivares semienanos determinados de alto rendimiento han sido identificados y liberados. En ambientes de alto rendimiento donde el volcamiento temprano de los cultivares indeterminados más altos es frecuentemente una barrera para lograr mayores rendimientos, estos cultivares semienanos determinados han excedido los rendimientos de los cultivares indeterminados en 1000 a 1500 kg/ha. Estos resultados sugieren que el procedimiento PGT puede ser efectivo en otros cultivos autógamos donde la meta es introducir genes de rendimiento de fuentes de germoplasma diverso para desarrollar cultivares de alto rendimiento de un tipo específico de planta.

Filosofía v Experiencia Inicial con Pruebas de Generación Temprana

En 1962, cuando empecé mi carrera en mejoramiento de soya (Glycine max (L.) Merr.), el método de pedigrí era el procedimiento estándar usado por casi todos los mejoradores de soya. Una de las principales debilidades del procedimiento de pedigrí, sin embargo, es que la selección por potencial de rendimiento desde F_{-3} hasta F_3 tiene como base las estimaciones visuales. Las investigaciones han indicado que en soya, la capacidad del fitcsmejorador para identificar visualmente las líneas de mayor rendimiento es muy limitada (Hanson et al., 1962). Mi propia experiencia en Minnesota confirmó ésto. Un número sorprendente de líneas de bajo rendimiento avanzaron a F_3 cuando usé el procedimiento de pedigrí. La dificultad con las estimaciones visuales de rendimiento se magnifica cuando se involucran diferencias en el tipo de planta, en el espaciamiento de los surcos y en la tasa de siembra.

Con la publicación de un artículo sobre el procedimiento de descendencia de semillas únicas (DSU) por Brim en 1966, muchos mejoradores de soya empezaron a pasar del procedimiento de pedigrí al DSU. El principal atractivo del procedimiento DSU era el rápido recambio de generaciones, por lo menos 2 generaciones por año, que disminuían el tiempo transcurrido desde el cruzamiento a la liberación de un cultivar nuevo proveniente de un cruzamiento.

Parte de la filosofía del procedimiento DSU es la presunción de que los fitomejoradores no pueden seleccionar eficazmente por rendimiento en generaciones tempranas, así que por qué no avanzar los materiales genéticos hasta la homocigosidad tan rápidamente como sea posible y efectuar todas la prueba de rendimientos con líneas homocigotas. Otra ventaja del procedimiento DSU, en comparación con el procedimiento de pedigrí, es que se pueden muestrear más plantas F^{\wedge} , con un descendiente de línea pura de cada una de muchas plantas F^{\wedge} .

Hay, sin embargo, algo que me preocupó de esta ventaja del procedimiento DSU. Hay muy poco o ningún muestreo dentro de la familia F^{\wedge} por este procedimiento. Por lo tanto una planta F_2 que recibió un complemento superior de genes de rendimiento tendría, en el sentido más puro del procedimiento DSU, sólo una línea pura descendiente para representarla. El interrogante básico entonces sería, es mejor probar una línea pura de cada una de 1000 plantas F^{\wedge} ó 100 líneas puras de cada una de 10 plantas seleccionadas F^{\wedge} . La clave a esta respuesta es si en efecto los mejoradores de soya pueden identificar aquellas plantas F_2 que han recibido un complemento superior de genes de rendimiento. Con esta base empecé mis investigación en 1966 para desarrollar y probar un procedimiento de prueba de generaciones tempranas (PGT) para la soya. Con el sistema de pedigrí y el procedimiento DSU, el rendimiento es el último carácter seleccionado, no obstante ser el más importante. El objetivo del procedimiento PGT fue revertir esta prioridad y seleccionar primero por rendimiento.

En un cultivo autógamo como la soya hay dos principales cuellos de botella para lograr éxito en el desarrollo de recombinantes de línea pura de rendimiento superior. El primero es la selección de los progenitores, generalmente dos en soya. Si los genes para producir un recombinante de rendimiento superior no están presentes en los dos progenitores, ningún método de mejoramiento será efectivo para desarrollar un cultivar de rendimiento superior con base en ese cruzamiento. Es por esto que la mayoría de los mejoradores de soya hacen muchos cruzamientos por año (100 o más) en búsqueda de ese mejor cruzamiento. Segundo, y quizás menos obvio, es que todos los genes necesarios para un recombinante de superior rendimiento deben estar presentes dentro de la única planta F^1 . Esto es así porque en la mayoría de los programas de mejoramiento de cultivos autógamos no hay interapareamiento en las generaciones tempranas a medida que las líneas son avanzadas por autofecundación hasta la hamocigosidad. Una presunción básica del procedimiento PGT era que si todos los genes necesarios para un recombinante de rendimiento superior están presente dentro de una planta única F^1 , estos genes deben expresarse a sí mismos en el rendimiento de su progenie F_3 (línea F_3 derivada de F_2). Las investigaciones de Brim y otros autores han informado que la acción genética para el rendimiento en la soya es principalmente aditiva, apoyando por lo tanto esta hipótesis (Brim y Cockerham, 1961).

En un exhaustivo estudio de investigación de tesis por Roger Boerma (actualmente Dr. Boerma, mejorador de soya en la Universidad de Georgia), el procedimiento PGT se comparó con los procedimientos de pedigrí y DSU, usando cuatro cruzamientos diferentes. Los resultados de esta investigación se publicaron en Crop Science en tres artículos (Boerma y Cooper, 1975a, 1975b, 1975c). Como muchos de tales estudios a largo plazo, se tomó obvio hacia la finalización del estudio que se necesitarían algunas modificaciones en el procedimiento PGT para hacerlo un método práctico. Debía hallarse alguna manera de reducir la gran cantidad de pruebas de rendimientos requerida en las generaciones tempranas. Sin embargo, se aprendió mucho acerca del procedimiento PGT en este estudio

de 10 años.

Primero, se estableció que las plantas F_2 que recibieron un complemento superior de genes de rendimiento lo expresaron en el rendimiento de la progenie F_3 derivada de F^{\wedge} . Segundo, también se estableció que el rendimiento de una línea heterogénea derivada de F_2 era indicativo del potencial de rendimiento de las líneas puras que se podían derivar de ella. Una sorpresa, sin embargo, fue cuán uniformes parecían ser algunas líneas derivadas de F^{\wedge} , casi tan uniformes en apariencia como una línea pura. Naturalmente algunas líneas derivadas de F^{\wedge} eran muy variables en cuanto a la madurez, lo que limitaría el valor de los datos de rendimiento obtenidos. Sin embargo, en este estudio un rango de madurez de hasta 10 días se consideró aceptable. La segregación para caracteres no relacionados con el rendimiento como color de flor, color de la pubescencia y color del hilio no se consideró un problema.

En este estudio a largo plazo, se realizó un esfuerzo para eliminar algo de la varianza genotipo x ambiente usando repeticiones y localidades múltiples en las líneas F_4 y F_5 derivadas de F^{\wedge} . En F_3 y F^{\wedge} se usaron parcelas de un surco y en F_3 parcelas de 3 hileras, cosechando el surco medio para reducir al mínimo los efectos de borde. Los resultados de este estudio señalaron que la evaluación de rendimientos en tres pruebas sin bordes (1 localidad en F_3 y 2 localidades en F_4) dió lugar a la pérdida de líneas tempranas de alto rendimiento debido a los efectos de borde que favorecieron a las líneas de maduración más tardía. Las líneas tempranas, de alto rendimiento se obtuvieron de los mismos cruzamientos donde se usó el procedimiento DSU. Además, la prueba de todas las líneas en múltiples repeticiones, localidades y años para permitir la selección de líneas derivadas de F_2 basadas en el promedio de F_3 , F_4 , F_5 , dió como resultado un programa de pruebas de rendimientos grande y costoso. Como los rendimientos de las mejores líneas puras obtenidas por el procedimiento PGT en este estudio fueron iguales a los del procedimiento DSU, pero no mejor, se llegó a la conclusión de que el procedimiento DSU era más eficiente por

el menor número de pruebas de rendimientos requerido (Boerma y Cooper, 1975a).

Sin embargo, fui incentivado por los resultados de este estudio que confirmó que las presunciones básicas del procedimiento PGT eran válidos, a saber, que las plantas F_2 que reciben un complemento superior de genes de rendimiento reflejan esto en el rendimiento de sus progenies derivadas de F_2 y segundo, el rendimiento de una línea heterogénea derivada de F_2 es indicativo del potencial de rendimiento de las líneas puras que pueden derivarse de ella. Por lo tanto, aún antes de finalizar este estudio, empecé a adoptar el procedimiento PGT como el método estándar en mi principal programa de mejoramiento, modificando el procedimiento para superar la desventaja principal de este procedimiento, a saber la gran cantidad de pruebas de rendimientos requerida en las generaciones tempranas.

Modificación del Procedimiento de Pruebas de Generación Temprana

Razoné que en un programa estándar de pruebas de rendimiento de líneas puras, el fitomejorador no prueba todas sus líneas en localidades y años múltiples antes de hacer sus selecciones. De hecho, los mejoradores hacen selecciones cada año, avanzando sólo las líneas de mayor rendimiento a las pruebas del próximo año. De manera que por qué no manejar las líneas heterogéneas derivadas de F_2 como líneas puras, a saber, avanzando sólo las líneas de rendimiento superior, por ejemplo el 33% más alto, al próximo año? Usando este enfoque, el procedimiento modificado PGT redujo enormemente la cantidad de pruebas de rendimiento requerida en las generaciones tempranas, convirtiéndose en una alternativa práctica y viable a otros procedimientos de mejoramiento (Cooper, 1982).

En el resto de mi presentación sobre métodos de mejoramiento, trataré el procedimiento PGT modificado que he estado usando durante los últimos 15 años en el desarrollo y distribución de 8 cultivares de soya de alto

rendimiento. El procedimiento se esboza en el Cuadro 1.

Los números reflejan los recursos disponibles de mi proyecto, los cuales determinaron el tamaño del programa. Estos números, por ejemplo, el número de cruzamientos por año, se pueden modificar hacia arriba o hacia abajo, dependiendo de los recursos disponibles. Al reducir el número de líneas derivadas de F_2 desde 300 por cruzamiento, usado en el procedimiento Boerma-Cooper original, hasta 30 líneas derivadas de F_2 por cruzamiento y usando datos de una sola repetición y una sola localidad como base para la selección desde F_3 hasta F_9 , fue posible aumentar el número de cruzamientos que se podían evaluar anualmente de 10 a 100, usando el mismo número de parcelas de rendimiento. Para compensar parcialmente las desventajas de los datos de una sola repetición, se practica la selección sobre familias, usando las líneas dentro de una familia (o cruzamiento) como una forma de repetición. Por ejemplo, si un 90% de las líneas puras derivadas de una línea única derivada de F_2 fueran de alto rendimiento, todas las líneas avanzarían a un segundo año de pruebas de rendimientos. Otra importante diferencia con el procedimiento de Boerma-Cooper es la alternación de parcelas de rendimiento de 1 surco y de 4 surcos para reducir al mínimo la selección sesgada contra líneas más tempranas y más pequeñas, ocasionada por los efectos de borde de las parcelas adyacentes. En F^1 y F^2 se usaron parcelas de un solo surco por las limitaciones de semilla de una sola planta. En F_4 (líneas F_4 derivadas de F_2) y en F_9 (líneas F_9 derivadas de F_4) hay suficiente semilla disponible de las parcelas de 1 surco del año anterior para permitir la siembra de parcelas con bordes. También, esto permite sacar plantas únicas de los surcos del borde de las líneas derivadas de F_2 para obtener líneas derivadas F_2 sin afectar los datos de rendimiento obtenidos de los 2 surcos centrales (nota, también se podrían usar las parcelas de 3 surcos, pero las parcelas de 4 surcos permiten la cosecha directa con una combinada para parcelas).

Básicamente el procedimiento consta de cruzamientos y cultivo de F_1 en el primer año; plantas F_2 en el segundo año ; en el tercer año 30 líneas F_3

derivadas de F_2 por cruzamiento, para pruebas de rendimiento en parcelas de 1 surco, de 3 m; en el cuarto año cultivo de las líneas F_3 derivadas de F_2 de mayores rendimientos como líneas F_4 derivadas de F^{\wedge} en parcelas de 4 surcos, 6 m y selección de 10 a 50 plantas de los bordes para trillar como plantas individuales, como fuente de líneas derivadas de F_4 » Estas plantas individuales se guardan hasta que los datos de rendimiento de las líneas derivadas de F_2 se hayan analizado y sólo aquellas plantas de las líneas de alto rendimiento se trillan y avanzan para pruebas de rendimiento como líneas F_5 derivadas de F^{\wedge} en parcelas de 1 surco, 1 metro, el quinto año. En el sexto año después de hacer el cruzamiento, las líneas F_6 derivadas de F_4 que tienen mayores rendimientos se prueban por rendimiento en parcelas de 4 surcos, 6 m. Por lo tanto líneas que alcanzan las pruebas de rendimiento F_6 han sido seleccionadas con base en 3 años de pruebas de rendimientos anteriores, permitiendo que el fitomejorador concentre los estados avanzados de las pruebas de rendimiento en los materiales genéticos de conocido potencial de alto rendimiento. En casos en los cuales una línea F^{\wedge} derivada de F^{\wedge} segrega muy ampliamente para obtener datos de rendimiento valiosos, se pueden sacar plantas únicas y empezar las pruebas de rendimiento en líneas F_4 derivadas de F_2 . 3

Las 30 líneas F_3 derivadas de F_2 por cruzamiento proporcionan una forma de repetición en determinar el potencial de rendimiento de cada cruzamiento y a menudo permiten la eliminación de muchos cruzamientos en la generación F_3 « En las líneas F_4 derivadas de F_2 que están probadas en un surco con bordes, aquellas plantas F_2 que recibieron un complemento superior de genes de rendimiento, dentro de los cruzamientos seleccionados, se puede identificar y se pueden sacar plantas individuales de los bordes para adelantar a pruebas de rendimiento como líneas puras derivadas de F_4 « Por lo tanto el objetivo de este procedimiento modificado PGT es identificar primero los mejores cruzamientos, luego las mejores plantas F_2 dentro de los mejores cruzamientos y por último las mejores líneas puras de las mejores plantas F_2 de los mejores cruzamientos. Este método secuencial de selección permite al fitomejorador controlar el tamaño de su programa de

mejoramiento con base en datos de rendimiento reales y concentrar las más costosas etapas avanzadas de las pruebas (con repeticiones y localidades múltiples) en materiales de conocido y alto potencial de rendimiento. El procedimiento PGT permite que el fitomejorador base sus decisiones tempranas de selección sobre el carácter de mayor importancia para el mejoramiento de soya, el rendimiento de semillas.

Una debilidad importante del procedimiento de pedigrí es que aunque el rendimiento sea el carácter más importante, es el último carácter por el cual se selecciona. Como se ha indicado, las estimaciones visuales del rendimiento tienen limitaciones serias, especialmente si se comparan diferencias en el tipo de planta. En soya, muchas líneas a menudo se dejan avanzar, con base en estimaciones visuales del rendimiento, sólo para descubrir en la primera prueba de rendimiento, generalmente en la generación F_g , que no son competitivas en rendimiento con los cultivares existentes. Los procedimientos DSU tienen como base la presunción de que la prueba de generaciones tempranas no sería efectiva para la identificación de cruzamientos o familias F_2 dentro de estos cruzamientos con mayor potencial de rendimiento. Si ésto es cierto, usando el procedimiento DSU para avanzar las progenies de un cruzamiento hasta la homocigosidad y concentrar las pruebas de rendimiento solamente en las líneas puras sería el más eficiente.

En comparación con el procedimiento de pedigrí (usado por casi todos los mejoradores de soya antes de mediados de la década de los 60) el procedimiento DSU, descrito por Brim en 1966, ofrecía las ventajas siguientes:

1. Permite el muestreo de un mayor número de líneas F^{\wedge} .
2. El avanzar las plantas F_2 por descendencia de semillas únicas hasta la generación F_4 ó F_5 aumenta la varianza entre promedios de progenies y por lo tanto aumenta el progreso esperado de la selección por rendimiento.

3. El más rápido recambio de generaciones acorta el periodo desde los cruzamientos hasta la distribución de un cultivar nuevo.
4. Se requieren menos registros.

Por estas ventajas sobre el procedimiento pedigrí, el procedimiento DSU ahora ha sido adoptado por muchos mejoradores de soya.

La principal desventaja del procedimiento DSU es la pérdida de la oportunidad para seleccionar dentro de familias F^{\wedge} seleccionadas. Fue esta inquietud que me condujo a explorar la posibilidad de un procedimiento de pruebas de generación temprana que permitiría la identificación de las plantas F_2 que recibieron un complemento superior de genes de rendimiento y que permitiría al fitomejorador aprovechar la varianza genética dentro de estas familias F_2 seleccionadas. Comparado con el procedimiento DSU, el procedimiento modificado de pruebas de generación temprana tiene las ventajas y desventajas siguientes.

Ventajas:

- 1) Los cruzamientos con potencial de rendimiento superior se pueden identificar en la generación F_2 .
- 2) Las plantas F^{\wedge} que reciben un complemento superior de genes de rendimiento se pueden identificar y sus progenies se puede muestrear más ampliamente.
- 3) El método secuencial de selección de rendimiento permite al mejorador, con base en datos de rendimiento, controlar el tamaño de su programa en las generaciones tempranas.
- 4) Los estados avanzados más costosos de las pruebas de rendimiento (múltiples repeticiones, localidades y años) se limitan a los materiales genéticos de conocido y alto potencial de rendimiento.

Desventajas:

- 1) Se maestread menos plantas F_2 por cruzamiento. Sin embargo, ésto se compensa parcialmente al utilizar recombinación dentro de subpoblaciones F_2 seleccionadas (por alto rendimiento), y concentrando el esfuerzo en los mejores cruzamientos.
- 2) El mayor costo de las pruebas de rendimiento de generación temprana. Esto se compensa parcialmente por ahorrar los costos del vivera invernial asociados con el método DSU.
- 3) El progreso más lento de las generaciones. Aunque los datos comparativos con otras métodos de mejoramiento no están todavía disponibles, este procedimiento modificado PCT ha demostrado ser un procedimiento de mejoramiento efectivo y práctico en soya y otros cultivos autógamos y una alternativa viable a los procedimientos más comúnmente usados de pedigrí y DSU. Este procedimiento ahora está siendo adoptado por otros mejoradores de soya en los EE. UU.

Desarrollo de Cultivares Con Adaptación Especifica a Ambientes de Alto y de Bajo Rendimiento

Históricamente la meta de la mayoría de los mejoradores de soya ha sido seleccionar cultivares con una amplia adaptación a una amplia variedad de ambientes, el enfoque de "variedad universal". Cuando los rendimientos de la soya estaban en el rango de 1000 kg/ha a 3000 kg/ha, ésto no era una tarea demasiado difícil. Dentro de los últimos 10 años, sin embargo, rendimientos de los mejores productores han aumentado al rango de 4000 kg/ha y ocasionalmente alcanzan el nivel de 5000 kg/ha. La investigación sobre el rendimiento máximo ha indicado que es posible alcanzar rendimientos tan altos como 6700 kg/ha (PPI, 1983a, 1983b, 1984; Cooper, 1984; Lawn et al., 1984; CSIRO, 1983). Por lo tanto se ha tornado más difícil desarrollar un cultivar único que sea el de mayor rendimiento a través del rango total de rendimiento (1000 a 6700 kg/ha). Aquellos cultivares que producen el mayor rendimiento en el rango de rendimiento

inferior (1000 a 3000 kg/ha) tienden a ser demasiado altos y a volcarse en los ambientes más productivos (3500 a 5500 kg/ha). Por el contrario, aquellos cultivares resistentes al volcamiento que producen el mayor rendimiento en ambientes de rendimiento alto tienden a ser demasiado pequeños para obtener los mejores rendimientos en los ambientes de rendimiento pequeños.

A. Cultivares semienanos

Al principio cuando empecé mi investigación en soya en Illinois en 1967, en un suelo altamente productivo en el centro de Illinois (rendimientos de maíz de 13.000 kg/ha) los mejores cultivares entonces disponibles alcanzaban una altura de casi 5 pies antes de volcarse gravemente en los estados tempranos de llenado de vainas después de una grave tormenta de lluvia. Las posteriores investigaciones en este ambiente, usando apoyos artificiales para evitar el acame, demostraron que el volcamiento temprano podía reducir el rendimiento potencial hasta en 21% en la soya (3700 kg/ha vs 4700 kg/ha) (Cooper, 1971a, 1971b).

Con base en estas observaciones, inicié en 1969 un programa de mejoramiento de tipos semienanos en soya, análogo a los programas exitosos de tipos semienanos en trigo y arroz, para superar la barrera que constituye el volcamiento al logro de mayores rendimientos de soya (Cooper, 1981, 1985). Se consideraron varios enfoques al desarrollo de tipos semienanos, por ejemplo, tipos pequeños de crecimiento indeterminado (Dt^{\wedge}), semideterminado (Dt_2) o de crecimiento determinado (dt^{\wedge}) (Bernard, 1972). Las investigaciones preliminares señalaron que el carácter determinado, presente en casi todos los cultivares del sur de EE.UU., cuando se introducía por retrocruzamiento en los cultivares indeterminados del norte producían un tipo de planta semienano, pequeño, muy resistente. El carácter semideterminado, Dt_2 , no pudo reducir suficientemente el volcamiento en ambientes de alto rendimiento mientras que los cambios en la altura indeterminada fueron de una naturaleza más continua sin cambios

notables en la altura de la planta o en la resistencia al volcamiento. Por lo tanto, se seleccionó el carácter determinado (caracterizado por la abrupta terminación de los tallos después de la formación de una yema floral terminal) para usar en el desarrollo de un tipo de planta semienano de alto rendimiento.

El acervo de germoplasma determinado en soya y el acervo de germoplasma indeterminado en su mayor parte se habían mantenido separados por muchos años debido a la selección de tipos iixieterminados en el norte de China y de tipos determinados en el sur de China (Probst y Judd, 1973). Esta separación de los acervos de germoplasma continuó en los Estados Unidos, siendo separados los cultivares de soya fotoperiódicamente sensibles en tipos determinados, adaptados a los días más cortos del sur de los EE.UU. (Grupos de Madurez V a VIII) y los tipos indeterminados, adaptados a los días más largos en el norte de los EE. UU. (Grupos de Madurez 00 a IV). Los cruzamientos entre estos dos acervos de germoplasma dieron lugar a muchos tipos no adaptados, ampliamente segregantes para madurez y para tipos de terminación del tallo. Estos resultados desestimularon los anteriores esfuerzos realizados por los mejoradores de soya para desarrollar cultivares de los cruzamientos entre cultivares determinados del sur y cultivares indeterminados del norte.

El desarrollo de isolíneas d^{\wedge} a partir de un fondo indeterminado redujo la altura de la planta casi 50% en algunos cultivares, pero desgraciadamente también redujo significativamente los rendimientos (Hicks et al., 1969). Por lo tanto se tomó obvio que el enfoque de retrocruzamiento para introducir el carácter dt^{\wedge} en cultivares indeterminados del norte no sería efectivo para desarrollar cultivares de alto rendimiento, determinados, semi enanos. Se consideró que con el aislamiento de estos dos acervos de germoplasma, los fitomejoradores, al seleccionar por rendimiento en tipos determinados en las latitudes más meridionales habían seleccionado empíricamente por un fondo genético que complementaba el carácter determinado (dt^{\wedge}). En forma similar, los

mejoradores en las latitudes más al norte habían seleccionado por un fondo genético que complementaba el carácter indeterminado (Dt^+). Esto ayudaría a explicar por que las isolíneas en cualquier dirección (es decir, dt_1 en un fondo indeterminado o Dt_1 en un fondo determinado) tendieron a producir genotipos de inferior rendimiento.

Por lo tanto, el objetivo del programa de mejoramiento de tipos semienanos no sólo consistía en introducir el carácter determinado en un genotipo de maduración más temprana adaptado al norte de los EE.UU., sino también en obtener de los cultivares determinados del sur, genes desconocidos complementarios al carácter determinado. Esto se realizó mediante el cruce de cultivares determinados del sur, de alto rendimiento, con cultivares indeterminados de alto rendimiento del norte y cultivando una población de F_2 grande. Se seleccionaron tipos determinados (dt^+) de plantas F_2 con una madurez suficientemente temprana para adaptarse al norte de EE.UU. y la progenie se sometió a pruebas de rendimiento como líneas F_3 derivadas de F_2 por el procedimiento de mejoramiento PGT. Seleccionando por plantas tempranas dt_1 más un alto rendimiento, se obtuvieron empíricamente (es decir sin saber cuál gen o genes estaban involucrados) plantas F_2 que recibieron los genes complementarios necesarios del germoplasma determinado del sur para obtener tipos de plantas semienanas determinadas, de alto rendimiento.

El procedimiento de pruebas de generación temprana desempeñó una función clave en el éxito obtenido en el desarrollo de cultivares semienanos determinados de alto rendimiento. A causa de los tipos contrastantes de plantas habría sido imposible identificar visualmente las líneas de alto rendimiento. Además, no sabía como sería el aspecto de una variedad semienana determinada de alto rendimiento. Afortunadamente, con el uso del procedimiento PGT, no necesitaba saberlo. Dejé que los datos de rendimiento de las líneas F_3 y F_4 derivadas de F_2 identificaran dichos tipos de planta para mí.

Algunos investigadores han sugerido que el procedimiento PGT sería efectivo sólo en cruzamientos restringidos. No estoy de acuerdo con esto y presento el éxito logrado en el desarrollo de cultivares de soya semienanos, de alto rendimiento, de los cruzamientos realizados entre dos acervos de germoplasma diversos, como evidencia de que el procedimiento PGT funciona bien en cruzamientos amplios si se aplica adecuadamente. La clave del éxito del procedimiento PGT en cruzamientos amplios es la selección simultánea por el tipo de planta deseado (arquitectura, tamaño de la semilla, madurez, etc.) y por el rendimiento. De esta manera, el mejorador puede identificar aquellos cruzamientos que tienen la mejor habilidad combinatoria para alto rendimiento, dentro del tipo deseado de planta, y obtener el complemento del fondo de genes de las fuentes paternas necesarias para combinar el tipo de planta deseado con un alto rendimiento. Al retrasar las pruebas de rendimiento hasta alcanzar la homocigosidad, como en el procedimiento pedigrí, se pierde gran parte de la oportunidad para seleccionar por rendimientos dentro de familias F_2 de rendimiento superior. En el procedimiento DSU no hay ninguna oportunidad para seleccionar dentro de familias F_2 seleccionadas de alto rendimiento.

Cito como un ejemplo de la efectividad del procedimiento PGT en cruzamientos amplios los resultados de una prueba de rendimiento de F_4 derivado de F_2 en 1973. Después de tres años decepcionantes en tratar de identificar tipos de plantas semienanos, de alto rendimiento, noté 3 parcelas de un tipo de planta excepcional en la prueba de 102 líneas F_4 derivadas de F_2 que provenían de 34 cruzamientos diferentes. Las tres parcelas eran extremadamente resistentes al volcamiento, de corta estatura y expresaban una senescencia retardada de las hojas, con relación a su madurez. Cuando se tomaron los rendimientos, estas líneas se clasificaron en primer, segundo y séptimo lugar, en rendimiento y todas provenían del mismo cruzamiento de Williams, un cultivar indeterminado del Grupo de Madurez III, con Ransom, un Grupo cultivar determinado VII. Las dos líneas de mayor rendimiento igualaron el rendimiento del cultivar testigo, indeterminado de alto rendimiento, Williams. Por su rendimiento

excepcional, aproximadamente 50 plantas se sacaron de los surcos del borde de cada línea para ser trilladas como plantas únicas y se probó su rendimiento como líneas F_5 derivadas de F_4 al año siguiente. Fue evidente en la generación F_5 que el rendimiento de las líneas derivadas de F_2 era indicativo del potencial de rendimiento de las líneas puras que se podían derivar de ellas. Casi todas las líneas derivadas de F_4 tomadas de las líneas F^4 de menor rendimiento (clasificadas en séptimo lugar) derivadas de F_2 tuvieron rendimientos inferiores que las líneas de menor rendimiento obtenidas de las otras dos líneas derivadas de F_2 . De las dos líneas de mayor rendimiento derivadas de F_2 , se obtuvieron 54 líneas puras (derivadas de F_2), las más pobres de las cuales superaron al cultivar Williams (el testigo estándar), por una ventaja en rendimiento promedio de 1080 kg/ha. La línea de alto rendimiento (posteriormente liberada como el cultivar semienano determinado, Sprite) excedió el rendimiento de Williams en 2150 kg/ha. Tres cultivares, que variaban en madurez por 14 días, se liberaron de una familia F_2 (Pixie, Elf y Gnome) y dos cultivares de la otra familia F_2 (Sprite y Hobbit). Muchas otras líneas de alto rendimiento se abandonaron para evitar una repetición indebida. Por el procedimiento DSU, sólo una línea pura se habría obtenido de cada una de estas plantas F_2 .

En ambientes de alto rendimiento, donde el volcamiento es frecuentemente una barrera a los mayores rendimientos de soya, los cultivares semienanos, Sprite y Hobbit, han excedido el rendimiento de Williams en 1000 a 1500 kg/ha (Cooper, 1981, 1985). En años secos, sin embargo, esta ventaja se puede perder porque el agua se convierte en el principal factor limitante del rendimiento. Para compensar para la adaptación específica de los cultivares semienanos a los ambientes de alto rendimiento, se ha desarrollado un sistema de producción de soya adaptado específicamente para cultivares semienanos (Cooper, 1981, 1985). Primero, se deben sembrar sólo en ambientes con una historia de alto rendimiento (> 3.000 kg/ha) y deben ser sembrados sólidamente en surcos de 17 cm de anchura a una tasa de siembra de 750.000 semillas/ha. Esto es en contraposición a anchos de surco de 76 cm a 375.000 semillas/ha usados

comúnmente para cultivares indeterminados. En promedio de 10 años en dos ambientes diversos en Ohio, el cultivar Sprite sembrado sólidamente alcanzó un promedio de rendimiento mayor en 800 kg/ha al del cultivar Williams en surcos de 75 ctn en una localidad, y en 1000 kg/ha más en la otra localidad. La ventaja de rendimiento varió de 0 a 2000 kg/ha, dependiendo de la precipitación durante la época de crecimiento. Como el cultivar Sprite sembrado sólidamente igualó el rendimiento de Williams, sembrado en surcos de 75 cm, en años secos, y fue mucho mayor en años de humedad favorable, ésto produjo mayores rendimientos promedio en el periodo de 10 años. Con base en estos resultados, un sistema de producción llamado HYSIP (high yield system in place), o sistema de alto rendimiento, ha sido desarrollado para la producción de soya (Cooper, 1987). Ya que no es posible predecir con anticipación los años con humedad favorable, se estimula al productor a tener en su lugar el sistema de alto rendimiento (en este caso el sistema semienano sembrado sólidamente) cada año para aprovechar los años de humedad favorable y los mayores rendimientos promedios a largo plazo.

B. Cultivares tolerantes a la sequía

Cuando llegué a Ohio por vez primera en 1977, noté que había muchos suelos marginales (demasiado húmedos a principios de la estación y demasiado secos a finales de la estación) donde los cultivares indeterminados normales cultivados eran muy pequeños y de bajo rendimiento. Como un resultado de mi programa de mejoramiento indeterminado (realizado antes de iniciarse el programa de tipos semienanos determinados), se identificó una línea mejorada muy alta, de crecimiento vegetativo vigoroso, que presentaba un potencial de rendimiento superior en suelos con tendencia a la sequía donde los rendimientos estaban en el rango de 2000 a 3000 kg/ha. Sin embargo, en ambientes de alto rendimiento, esta línea se volcaba severamente y se consideraba por ésto indeseable en ambientes donde el potencial de rendimiento era superior a los 3300 kg/ha. Esta línea se liberó como el cultivar Amcor, y se recomendó específicamente para suelos marginales y para cultivos dobles, donde su mayor crecimiento vegetativo le

daba una ventaja de rendimiento en comparación con los cultivares más cortos indeterminados (Walker y Cooper, 1982). En 1978, inicié un programa nuevo de mejoramiento con el objetivo de desarrollar cultivares con adaptación específica a suelos marginales (principalmente con tendencia a la sequía). El enfoque tomado consistió en seleccionar por cultivares más altos, de crecimiento más vigoroso, que producirían un adecuado crecimiento vegetativo en las condiciones temporales de sequía a menudo experimentadas en algunos suelos del medio oeste. El requerimiento de resistencia al volcamiento no se enfatizó, ya que los cultivares desarrollados de este programa no se recomendarían para los ambientes más productivos donde el acame se puede convertir en un problema. Las primeras líneas de este programa apenas ahora están entrando a los estados avanzados de prueba. Como con el programa de tipos semienanos, he hallado relativamente fácil obtener un tipo nuevo de planta (e.g. semienanos pequeños, determinados o indeterminados muy altos, vigorosos). La parte difícil está en combinar estos nuevos tipos de planta con un alto rendimiento. Es aquí donde he hallado que el procedimiento PGT es un método de mejoramiento superior para el desarrollo de nuevos tipos de plantas de alto rendimiento de cruzamientos amplios. Como toda la selección por rendimiento, empezando en la generación F_3 tiene su base en datos concretos de rendimiento, no tengo que saber cómo se verá el nuevo tipo de planta de alto rendimiento. Puedo usar los datos de rendimiento obtenidos para identificar cuáles líneas semienanas determinadas o en este caso, líneas indeterminadas altas, portan los genes de rendimiento necesarios para un cultivar de rendimiento superior.

Resumen

Como se ha indicado anteriormente, es la creencia de algunos investigadores que el procedimiento PGT se limita sólo a cruzamientos estrechos de líneas buenas x líneas buenas. No estoy de acuerdo con esta conclusión, con base en mi experiencia en el uso exitoso del procedimiento PGT en cruzamientos amplios para desarrollar nuevos tipos de plantas de

alto rendimiento. A ustedes le corresponde decidir si el procedimiento PCT será de valor en sus programas de mejoramiento de Phaseolus. Si ustedes tienen como una meta principal combinar el alto rendimiento con ciertos tipos específicos de plantas a partir de cruzamientos amplios, considero que el procedimiento PGT, como aquí se ha descrito, sería un método de mejoramiento efectivo.

Bibliografía

- Bernard, R.L. 1972. Two genes affecting stem termination in soybeans, Crop Sci. 12:235-239.
- PPI (Potash and Phosphate Institute). 1983a. New world record corn and soybean research yields in 1982. Better Crops 67, 4-5, PPI, Atlanta, Georgia.
- PPI (Potash and Phosphate Institute). 1983b. Soybeans topped 100 bu/A in maximum yield research in Ohio. Better Crops 67, 8-9, PPI, Atlanta, Georgia.
- PPI (Potash and Phosphate Institute). 1984. 1983 soybean research yields top 118 bu/A. Better Crops 68, 6, PPI, Atlanta, Georgia.
- Boerma, H.R. and R.L. Cooper. 1975a. Comparison of three selection procedures for yield in soybeans. Crop Sci. 15:225-229.
- Boerma, H.R. and R.L. Cooper. 1975b. Performance of pure lines obtained from superior yielding heterogeneous lines in soybeans. Crop Sci. 15:300-302.
- Boerma, H.R. and R.L. Cooper. 1975c. Effectiveness of early generation yield selection of heterogeneous lines in soybeans. Crop Sci. 15:313-315.
- Brim, C.A. and C.C. Cokerham. 1961. Inheritance of quantitative characters in soybeans. Crop Sci. 1:187-190.
- Brim, C.A. 1966. A modified pedigree method of selection in soybeans. Crop Sci. 6:220.
- Cooper, R.L. 1971a. Influence of early lodging on yield of soybean [Glycine max (L.) Merr.]. Agron. J. 63:449-450.

- Cooper, R.L. 1971b. Influence of soybean production practices on lodging and seed yield in highly productive environments. *Agron. J.* 63:490-493.
- Cooper, R.L. 1981. Development of short-statured soybean cultivars. *Crop Sci.* 21:127-131.
- Cooper, R.L. 1982. Early generation testing as an alternative to the single seed descent breeding method in soybeans. *Agron. Abstr.* p. 62.
- Cooper, R.L. 1984. Máximum yield research in soybeans (> 5500 kg/ha. *Agron. Abstr.* p. 124.
- Cooper, R.L. and D.L. Jeffers. 1984. Use of nitrogen stress to demonstrate the effect of yield limiting factors on the yield response of soybeans to narrow row systems. *Agron. J.* 76:257-259.
- Cooper, R.L. 1985. Breeding semidwarf soybeans. Chpt. pp. 289-309. In: J. Janick (ed.) *Plant Breeding Reviews*. Vol. 3. AVI Publishing Company, Inc., Westport, Conn.
- Cooper, R.L. 1987. The High-Yield-System-In-Place (HYSIP) concept for soybean production. *Agron. Abstr.* p. 108.
- Hanson, W.D., R.C. Leffel and H.W. Johnson. 1962. Visual discrimination for yield among soybean phenotypes. *Crop Sci.* 2:93-96.
- Hicks, D.R., J.W. Pendleton, R.L. Bemard and T.J. Johnston. 1969. Responses of soybean plant types to planting patterns. *Agron. J.* 61:290-293.
- Lavm, R.J., R.J. Troedson, A.L. Garside and E.E. Byth. 1984. Soybeans in saturated soil - a new way to higher yields. Program and Abstracts. World Soybean Research Conference III. pp. 67-68. August 12-17, 1984, Iowa State University, Ames, Iowa.
- CSIRQ (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization). 1983. Soybean response to controlled waterlogging. *Rural Research*, 120, 4-8, CSIRO, East Melbourne, Victoria, Australia.

Probst, A.H. and R.W. Judd. 1973. Origin, U.S. history and development,
and world distribution. p. 1-15. In: B. E. Caldwell (ed.),
Soybeans: Improvement, production and uses. Amer. Soc. Agron.,
Madison, WI.

Walker, A.K. and R.L. Cooper. 1982. Adaptation of soybean cultivars to
low yield environments. Crop Sci. 22:678-680.

Cuadro 1. Procedimiento modificado de pruebas de generación temprana (PGT) para soya.

Año	Generación ^{1*}	Número	Tamaño de parcela
1	Cruzamiento	100/año	bloque de cruzamiento en el campo
1	F ₁	5 plantas/cruzamiento	plantas espaciadas, vivero invernial
2	F ₂	300 plantas/cruzamiento	surco de 18 m, 17 sams/m, ancho de surco 75 cm
3	F _{2.3}	30 líneas/cruzamiento	1 surco, parcelas de 3 m, ancho de surco 100 cm, cosecha 2,5 m, 1 rep
4	F _{2.4}	1 a 30 líneas/familia F ₂ seleccionada	4 surcos, parcelas de 6 m, ancho de surco 75 cm, cosecha 5 m, 2 surcos centrales, 1 rep
5	F _{4.5}	10 a 50 líneas/familia F ₂ seleccionada	1 surco, parcelas de 3 m, ancho de surco 100 cm, cosecha 2.5 m, 1 rep
6	F _{4.6}	1 a 50 líneas/familia F ₂ seleccionada	4 surcos, parcelas de 6 m, ancho de surco 75 cm, cosecha 5 m, 2 surcos centrales, 1 rep, 1 loe.

* La selección en F_{2.3}, F_{2.4}, F_{4.5} y F_{4.6} ⁸⁶ sostiene en datos reales de rendimiento (F_{2.3} = línea F₃ derivada de F₂, F_{2.4} = línea F₄ derivada de F₃, etc.).